II. Abhandlungen

Jb. Nass. Ver. Naturk.	111	S. 67—93	26 Abb.	Wiesbaden 1989

Die Nebelwüste Namib und ihr pflanzliches Paradoxon: *Welwitschia mirabilis*

HORST SENGER

Mit 26 Abbildungen

Kurzfassung

Nebelwüsten sind extrem trockene Standorte an den kontinentalen Westküsten im Bereich der Passatwinde, d. h. im Wind- und Regenschatten der Kontinente. Kalte Meeresströmungen vor den Küsten rufen starke Nebelbildungen hervor, die wesentlich zum Wasserhaushalt dieser Wüsten beitragen. Die Pflanzen sind an die extremen Standortverhältnisse angepaßt. In der Namib, der Nebelwüste Südwestafrikas, und nur hier, kommt die *Welwitschia mirabilis* (Abb. 1), eine der sonderbarsten Pflanzen unserer Erde, vor. Ihre ungeklärte systematische Zuordnung stellt sie zwischen die Nadelhölzer und die Blütenpflanzen. Die Art und Weise ihrer Anpassung an den extremen Standort, die einzelne Pflanzen über 1000 Jahre alt werden läßt, ist trotz zahlreicher Untersuchungen nach wie vor rätselhaft.

Summary

The Namib is a costal desert located at the south-west side of Africa in the zone of the trade winds. Its position in the lee side of the trade winds and in the rain shade of the continent reduces the rainfall to a minimum. However, a cold ocean-current along the coast creates a strong fog formation during two thirds of the year. The fog condenses to dew and thus contributes to the water supply of the Namib, a so-called fog-desert. Only a few lower plants can be considered true „fog-plants“ recruiting their whole water supply from the dew. Higher plants live only indirectly from the dew, collecting in rock fissures and in the ground.

The Namib hosts one of the most bizarre and strangest plants, the *Welwitschia mirabilis*. It develops only two leaves in its life which can last for more than 1000

years. The systematic relation of *Welwitschia* is still dubious. It shows some features of gymnosperms and some of angiosperms. The mode of ecological adaption of *Welwitschia* to the extreme habitat of the Namib is again very atypical. It consists of a combination of various strategies used by desert plants.

The appearance, the age of the plant, its dubious systematic relation and the atypical ecological adaptation justify to call the *Welwitschia* the living paradoxon of the Namib desert.

Inhalt

1. Einleitung

Als Wüste wird allgemein ein Gebiet großer Trockenheit mit wenig bis keinem Pflanzenbewuchs bezeichnet. Dabei denkt man an die großen Trockenwüsten, wie die Sahara oder die Wüste Gobi. Es gibt aber auch noch Kältewüsten und solche, die durch die Bodenstruktur, d. h. leicht wasserdurchlässiges Gestein (edaphische Wüsten) gebildet werden. Die Trockenwüsten definiert man als trockene (aride) Gebiete, in denen die Niederschlagsmenge in 10–12 Monaten und auch im langjährigen Jahresmittel nicht mehr als 200–100 mm entspricht, und in denen die Verdunstung sehr hoch ist. Diese Trockenwüsten liegen auf unserer Erde vorwiegend in einer bestimmten Klimazone, den sogenannten Roßbreiten. Dies sind auf der Nord- und Südhalbkugel die Großklimagebiete um die Wendekreise, in denen es durch andauernde Hochdrucklage zu trockenen, niederschlagsfeindlichen Aufwinden kommt. In diesen Bereich gehören die Sahara, die Arabische Wüste und die Große Australische Sandwüste. Hingegen sind die



Abb. 1: *Welwitschia mirabilis* das pflanzliche Paradoxon der Namib-Wüste. Im Bild eine weibliche Pflanze, der sogenannte Husab-Riese, das größte (ca. 150 cm hoch) und älteste (über 1500 Jahre) bekannte Exemplar seiner Art. Der gedrungene, braune Stamm ist im Laufe der Jahrhunderte zu bizarren Formen ausgewachsen und die zwei Blätter haben sich der Länge nach vielfach gespalten

zentralasiatischen (Gobi, Turan) und nordamerikanischen Wüsten (Großes Becken, Mohave) durch ihre kontinentale Binnenlage bedingt. Einen Sonderfall stellen nach Lage, Klima und ökologischen Bedingungen die nachfolgend beschriebenen Nebelwüsten dar. – Die Wüstenpflanzen haben nur aufgrund mannigfaltiger Anpassungsformen eine Überlebenschance. Die Anpassungsformen sind dabei häufig so speziell, daß die Pflanzen nur noch in einem eng umgrenzten Gebiet (endemisch) vorkommen.

2. Nebelwüsten

Eine Besonderheit stellen die Küsten- oder Nebelwüsten dar. Es sind dies die Namib in Südafrika, die Atakama in Südamerika und die Baja California in Nordamerika. Diese Wüsten liegen an den Westküsten der Kontinente im Bereich der SO- bzw. NO-Passate. Die Passatwinde haben sich über den Kontinenten ausgeregnet, so daß diese Wüsten weniger als 30 mm Niederschlag pro Jahr erhalten. Einen wichtigen ökologischen Faktor stellt der Nebel dar, der zum Überle-

ben einer spärlichen Vegetation einen wichtigen Beitrag liefert. Sein Niederschlag in Form von Tauwasser kann bis zu 50 mm pro Jahr betragen. Der Nebel entsteht durch das Auftreten küstennaher kalter Meeresströmungen, des Benguela-Stromes vor der Namib, des Humboldt-Stromes vor der Atakama und des Californischen Stromes vor Baja California. Vor der Namib wird der kalte von Süden kommende Benguela-Strom nach Westen abgeleitet. Er verbreitert sich und es kommt dadurch zusätzlich kälteres Meereswasser an die Oberfläche. Über diesem kalten Meereswasser kondensiert sich die Luft zu einer dichten Nebelbank, die bis zu 400 m Höhe reicht. Die Erwärmung der Luft über der Wüste führt dann zu einer Seebrise, die den Nebel hereintreibt, der sich an Zweigen und Blättern als Tau niederschlägt. Zu solchen Nebelbildungen kommt es in den küstennahen Bereichen (bis zu 70 km landeinwärts) während zwei Drittel des Jahres. Dabei wird Tauwasser von 0,2–0,7 mm pro Tag gemessen. Da der hereintreibende Nebel auch feine Tröpfchen von Seewasser aus der recht lebhaften Brandung mitführt, ist der Tau zum Teil salzhaltig.

3. Ausdehnung und Struktur der Namib-Wüste

Die Namib im weiteren Sinne erstreckt sich vom Olifant-Fluß im Süden über fast 2000 km nach Norden bis in die Gegend von Mocamedes im Süden Angolas (Abb. 2). Nach ihrer Beschaffenheit trennt das Kuiseb-Tal die Sand-Namib im Süden von der Kies- und Geröll-Namib im Norden (Abb. 3). Die Sand-Namib besteht aus vegetationslosen, 50–100 m hohen Wanderdünen, die durch den Wind in ständiger Bewegung gehalten werden. Die Sanddünen werden sowohl von den Verlandungsgebieten der sich hebenden Küstenregion als auch durch Inlanderosion gespeist.

Zwischen der Lüderitz-Bucht und dem Oranje-Fluß liegen die 1908 entdeckten ausgedehnten Diamantenfelder der Namib. Die Herkunft der Diamanten ist nach wie vor umstritten. Jedoch scheint der Kimberlit im Oberlauf des Oranje als der wahrscheinlichste Ursprung (Martin 1984).

Die Kies- und Geröll-Namib läßt sich noch einmal durch das Trockental des Huab in die nördliche und die Zentral-Namib unterteilen. Die Grundlage der Kies- und Geröllwüste bilden die Verwitterungsprodukte der kristallinen Schiefer, Granite und kristallinen Kalke des Damara-Massivs aus dem Algonkium. Diese Gesteine werden durch jüngere, basische Eruptivgesteine (mesozoische Basalte) durchdrungen, die als Härtlinge im Gelände hervortreten. Der nur 50 bis 150 km breite Küstenstreifen der Namib steigt schwach (ca. 1% Steigung) bis zum Steilrand (um 2000 m hoch) der Großen Randstufe (Roger-Stufe oder great escarpment). Die Große Randstufe fällt dann langsam zur (edaphischen) Kala-

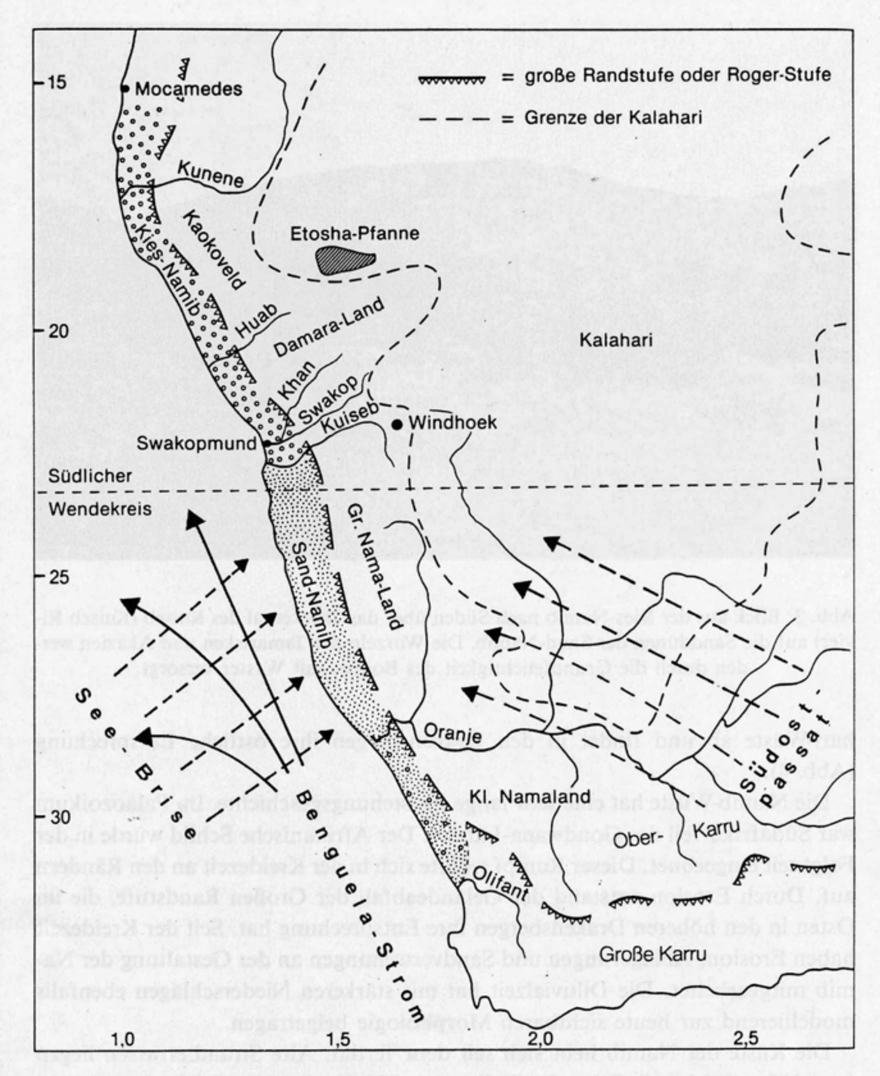


Abb. 2: Geographische Situation und Windverhältnisse der Namib-Wüste

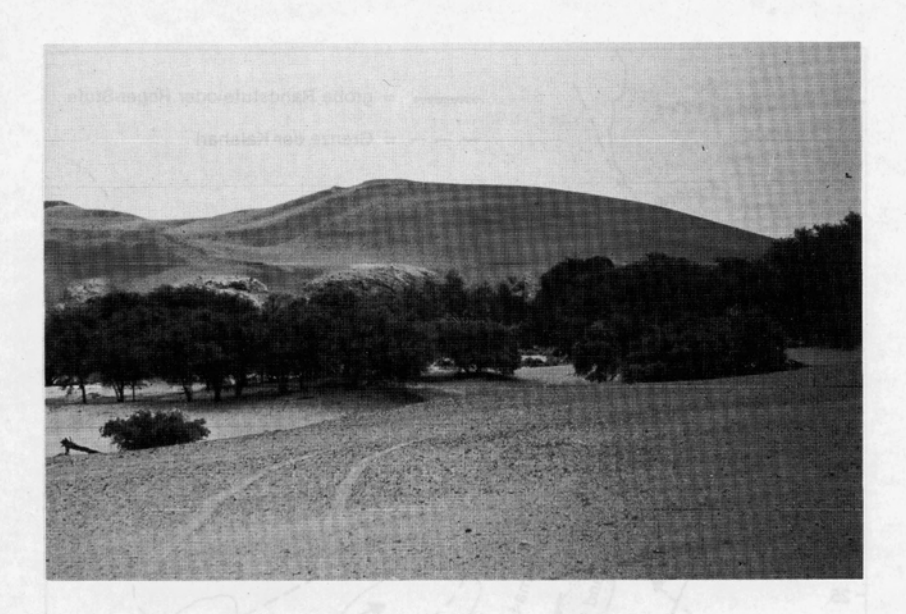


Abb. 3: Blick aus der Kies-Namib nach Süden über das Trockental des Kuiseb (Kuiseb Rivier) auf die Sanddünen der Sand-Namib. Die Wurzeln der Tamarisken und Akazien werden durch die Grundfeuchtigkeit des Bodens mit Wasser versorgt

hari-Wüste ab und findet in den Drakensbergen ihre östliche Entsprechung (Abb. 4).

Die Namib-Wüste hat eine sehr lange Entstehungsgeschichte. Im Paläozoikum war Südafrika Teil des Gondwana-Landes. Der Afrikanische Schild wurde in der Folgezeit eingeebnet. Dieser Rumpf wölbte sich in der Kreidezeit an den Rändern auf. Durch Erosion entstand der Geländeabfall der Großen Randstufe, die im Osten in den höheren Drakensbergen ihre Entsprechung hat. Seit der Kreidezeit haben Erosion, Ablagerungen und Sandverwehungen an der Gestaltung der Namib mitgearbeitet. Die Diluvialzeit hat mit stärkeren Niederschlägen ebenfalls modellierend zur heute sichtbaren Morphologie beigetragen.

Die Küste der Namib hebt sich seit dem Tertiär. Alte Strandterrassen liegen jetzt 100 m hoch. Als Folge der Hebung und Verlandung werden Nehrungen zu Salzlagunen geschlossen, und es entsteht eine Ausgleichsküste.

Gesteinsarten, Abtragungen, Ablagerungen und die besonderen klimatischen Verhältnisse haben der Namib im Laufe der Erdgeschichte ein geomorphologisches Erscheinungsbild von erstaunlicher Vielfalt und eigenartiger Schönheit verliehen.

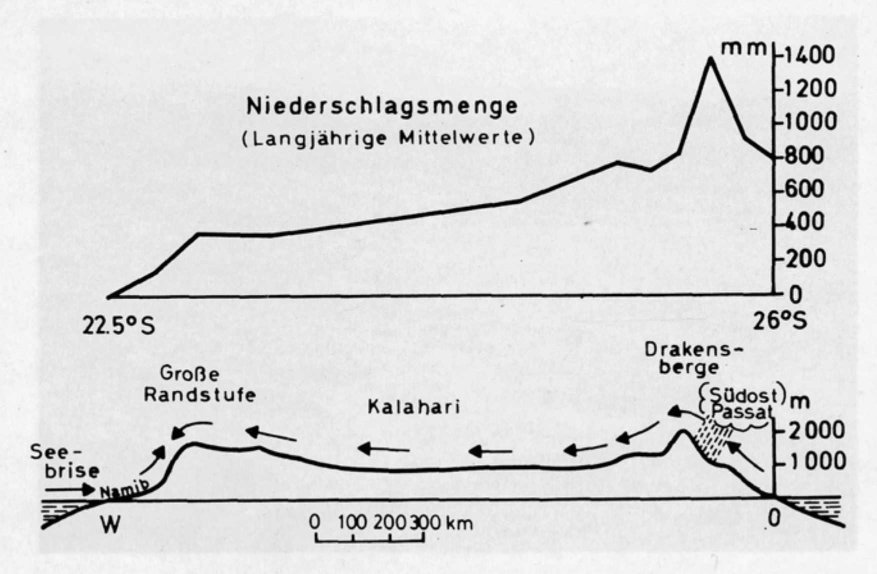


Abb. 4: Schematischer, morphologischer Querschnitt durch Südafrika und Niederschlagsverteilung in mm/Jahr. Verändert nach WALTER & BRECKLE (1984)

4. Geomorphologische Erscheinungen

Bedingt durch die klimatischen Verhältnisse weisen die Wüsten besondere geomorphologische Erscheinungen und Verwitterungsformen auf. Durch seltene, aber sehr starke episodische Regenfälle (Ruckregen) entstehen kurzfristig reißende Flüsse, die tiefe Täler in die Landschaft schneiden und anschließend wieder trocken fallen (Wadis). In der Namib jedoch haben die Wadi-artigen großen Trockentäler ihren Ursprung in der Diluvialzeit. Solche nur episodisch mit Wasser gefüllten Flußbetten werden in Südafrika „Riviere" genannt. Die großen Riviere der Namib wie Kuiseb, Swakop, Khan und Huab (Abb. 5) sind Fremdlings-Riviere, die ihren Ursprung und ihre Wasserversorgung östlich der Namib haben. Die Flüsse, die die Riviere zeitweilig durch episodische Regenfälle anfüllen, erreichen das Meer nicht, sondern versickern vorher. Ihr Wasser wird als Grundfeuchtigkeit gespeichert. Unter Grundfeuchtigkeit versteht man das im Boden kapillar gespeicherte Wasser, das nicht bis zum Grundwasser absinkt. Ruckregen innerhalb der Namib fließen wegen des geringen Gefälles der Namib als Schichtfluten ab und erzeugen nur kleinere Abflußrinnen. Diese treten weniger durch ihre Morphologie in Erscheinung als durch die spärliche Vegetation, die ihnen folgt (Abb. 6). Zieht sich die bei genügender Wasserversorgung ausgedehnte Vegeta-



Abb. 5: Zusammentreffen der Riviere des Swakop und Khan in der Nähe von Swakopmund. Die tiefen Täler sind hauptsächlich im Diluvium entstanden



Abb. 6: Flache Abflußrinnen in der Kies-Namib, die durch die schwachen Vegetationsstreifen erkennbar sind. Man bezeichnet diesen Rückzug der Pflanzen in feuchtigkeitsreichere Rinnen als „kontrahierte Vegetation“

tion bei Dürre in solche Abflußrinnen zurück, spricht man von „kontrahierter Vegetation".

Durch die sehr großen Temperaturunterschiede zwischen Tag und Nacht kommt es durch Erwärmung und schnelle Abkühlungen zu Spannungen im Gestein, die zu Kernsprüngen und zur Bildung von Blockhalden führen. Steht, wie in der Namib, Granit an, so kommt es durch die hohe Sonneneinstrahlung und nächtliche Abkühlung zu Abschuppungen (Desquamation, Abb. 7), die zur Bildung kegelförmiger Isolationsberge (Abb. 8) und abgerundeter Blöcke („Wollsäcke") führen. Der ständige Wind, der feine Sandkörnchen mit sich führt, wirkt wie ein Sandstrahlgebläse. Er erzeugt tiefe Windrillen im Gestein und ruft Erscheinungen wie Windkanter und Pilzformen hervor. Großflächige Ausblaswannen sind ebenfalls auf die Wirkung des Windes zurückzuführen.

Neben den physikalischen Faktoren spielt die chemische Verwitterung in der Namib eine besondere Rolle. Der vom Meer kommende, mit salzhaltigen Tröpfchen von Meerwasser versetzte Nebel schlägt sich am Gestein als Tau nieder und zersetzt dieses chemisch. Da dieser Tau im Schatten weniger schnell verdunstet, ist hier die chemische Verwitterung stärker. KNETSCH (1960) spricht von „Schattenverwitterung", die zu typischen Bröckellöchern (Abb. 8) und Hohlkehlen führt.

Die Böden der Namib laden Pflanzen nicht zur Besiedlung ein. Meist handelt es sich um rohe Mineralböden (Syrosen) ohne nennenswerte Bodenbildung. Dazu kommen Verkrustungen durch Kalk und Gips, die durch Verdunstung kapillaren, mineralhaltigen Wassers entstehen. In küstennahen Bereichen und Lagunen kommt es zur Bildung von Salzsümpfen und Salzkrustenböden, was zur Ansiedlung einer typischen Salzflora führt. Die Sanddünen der südlichen Namib sind völlig vegetationslos.

5. Das Klima der Namib

Die besonderen klimatischen Verhältnisse der Namib werden durch ihre Lage im Regenschatten des Kontinents mit der Großen Randstufe (Abb. 4) und die Küstennähe bestimmt. Sie sind von WALTER & BRECKLE (1984) ausführlich zusammengestellt. Auch klimatisch läßt sich die Namib in mehrfacher Hinsicht aufgliedern. Die südliche Namib liegt im Bereich der Winterregen, die durch wandernde Zyklone sporadisch hervorgerufen werden. Die nördliche Namib liegt im Bereich der SO-Passate, die sich über dem Kontinent und an der großen Randstufe ausregnen. Zu den sehr seltenen Sommerregen kommt es nur, wenn durch Umschichtung die wasserhaltigen, höheren Luftschichten in Bodennähe geraten und Gewitter entstehen.



Abb. 7: Abschuppung (Desquamation) an einem Granitblock. Durch Temperaturwechsel hervorgerufen führt sie schließlich zu der für den Granit typischen sogenannten Wollsack-Verwitterung



Abb. 8: Kegelförmiger Isolationsberg aus Granit. Er hat seine Form durch Abschuppung in Folge großer Temperaturunterschiede erhalten. Auf der dem Betrachter zugewandten Schattenseite sieht man Bröckellöcher, die durch chemische Verwitterung entstanden sind

Nach der Häufigkeit der Niederschläge kann man einen ca. 50 km breiten, küstennahen Streifen als äußere Namib mit nur periodischen Regenfällen von dem ca. 100 km breiten Streifen der inneren Namib mit 50–100 mm Jahresniederschlag trennen. In der äußeren Namib können gute Regenjahre wie 1934 (147 mm) und 1976 (118 mm) mehr als 40 Jahre auseinander liegen. Dafür spielen hier der Nebel und der kondensierte Tau eine große Rolle. Die durchschnittliche Luftfeuchtigkeit nimmt von der äußeren (85%) zur inneren Namib (40%) ab. Der Nebel überzieht die äußere Namib zwei Drittel des Jahres und sein Niederschlag wird auf eine Gesamtmenge von 40–50 mm geschätzt.

Die Lufttemperaturen der Namib sind aufgrund der Küstennähe sehr ausgeglichen. Die mittlere Tagestemperatur schwankt in der äußeren Namib im Jahr nur um 6 °C und in der inneren Namib um 7,5 °C. Die Durchschnittswerte der Differenz maximaler und minimaler Tagestemperatur liegt in der äußeren Namib im Juni bei 9,5 °C und in der inneren Namib im September bei 19,7 °C. – Bei den hier angegebenen Werten handelt es sich um die Lufttemperaturen. Die Temperaturunterschiede des Gesteins und der Oberfläche von Pflanzen sind wegen der hohen Sonneneinstrahlung bedeutend größer.

6. Wüstenpflanzen und ihre Anpassungsstrategien

Das Leben von Pflanzen ist an das Vorhandensein von ausreichendem Wasser geknüpft. Um längere Dürreperioden überstehen zu können, haben die Wüstenpflanzen die verschiedensten Anpassungsstrategien entwickelt. WALTER & BRECKLE (1984) unterscheiden 4 Anpassungsformen.

a) Die Ephemeren sind Pflanzen mit nur sehr kurzer Vegetationsperiode. Sie überdauern als Samen oder Früchte. Als Beispiele wären hier das winzige Namib-Edelweiß (Abb. 9) und der Wüsten-Kürbis (Abb. 10) zu nennen.

b) Die Geophyten, die in Form unterirdischer Speicherorgane (Zwiebeln, Knollen, Rhizome) überdauern.

c) Die poikilohydren (wechselfeuchten) Formen können durch Austrocknen in einen latenten Lebenszustand übergehen und bei Befeuchtung weiterleben. Dieser Anpassungsmechanismus ist besonders bei Niederen Pflanzen verwirklicht. Hier sei eine Flechte der Namib als Beispiel genannt (Abb. 11).

d) Die Xerophyten setzen durch vielfältige Strategien ihre Transpiration auf ein Minimum herab. Durch filzige Behaarung oder lederige Oberfläche der Blätter werden die Verdunstung verhindert und das Licht reflektiert. Oft werden die Blätter in Dornen mit geringer Oberfläche (und gleichzeitigem Schutz gegen Tierfraß) umgewandelt (Abb. 12) oder ganz abgeworfen (Abb. 13). Eine starke Verholzung des Sprosses (Abb. 13) erhöht die Widerstandsfähigkeit. Eine beson-



Abb. 9: Das Namib-Edelweiß (*Helichrysum roseoniveum)*, eine ephemere Pflanze mit sehr kurzer Vegetationsperiode. Die Blüten haben nur 0,5 cm Durchmesser



Abb. 10: Ein Wüstenkürbis, die Namib-Tsamma (*Citrullus ecchirrosus).* Die bitteren Kürbisse werden nur in größter Not von Tieren gefressen

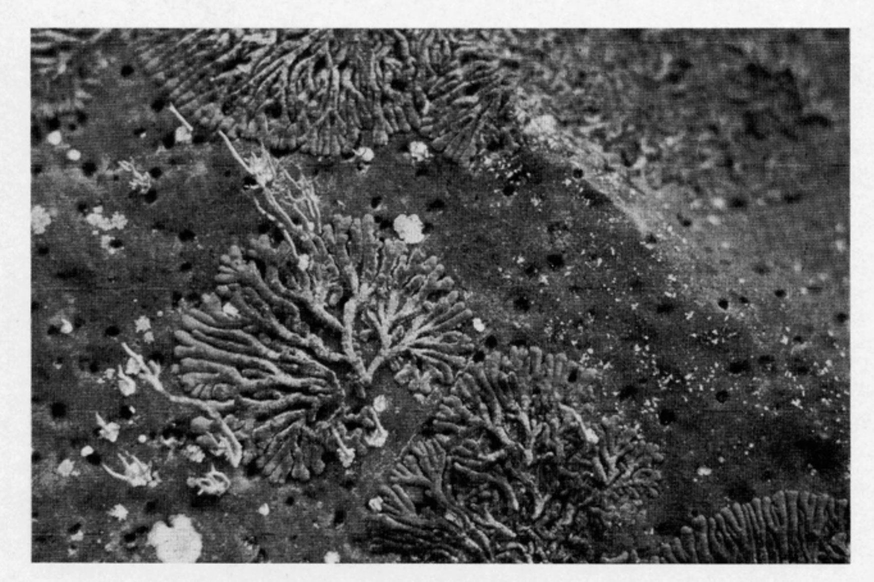


Abb. 11: Die Flechten, hier eine *Xanthoria*-Art, sind echte Nebelpflanzen, die ihren Wasserhaushalt durch den Tau decken können. Sie sind die Pionierpflanzen in der Wüste

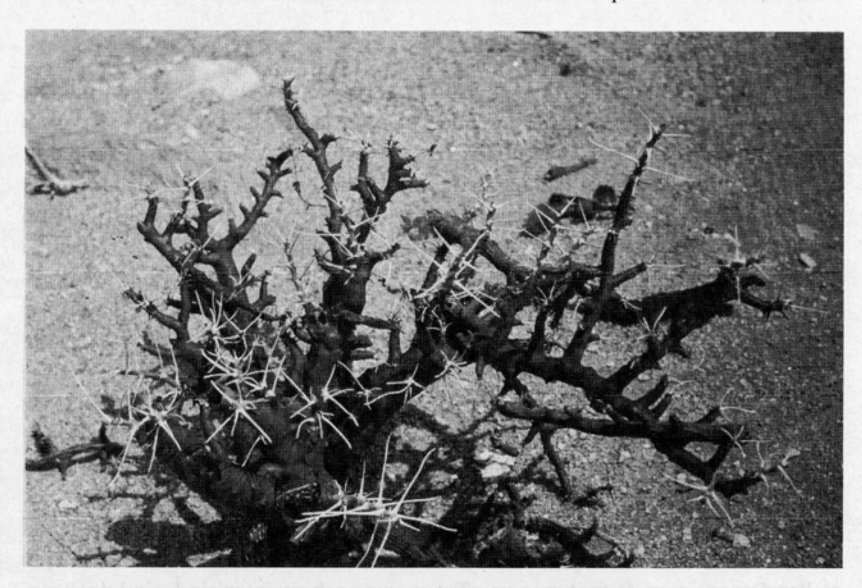


Abb. 12: Die Buschmann-Kerze (*Sarcocaulon mossamedense)* schützt sich durch einen dicken Wachsbelag vor dem Austrocknen. Die Blätter sind als Dornen ausgebildet. Dies schützt vor Tierfraß und verringert die Oberfläche (Verdunstungsschutz)



Abb. 13: Ein typischer Xerophyt (*Commiphora spec.)* wirft seine Blätter in der Dürrezeit ab, reduziert seinen Stoffwechsel und überdauert mit seinem stark verholzten Sproß

dere Form der Anpassung zeigt die Buschmann-Kerze (Abb. 12). Nicht nur die Blätter sind zu Dornen reduziert, sondern der ganze Sproß ist mit einer so dicken Wachsschicht überzogen, daß die Pflanze, angezündet, wie eine Kerze abbrennt.

e) Die Eu-Sukkulenten können dadurch, daß sie selbst Wasser speichern, über lange Zeit auf völlig trockenen Böden überleben, während die Xerophyten zum Leben immer eines Minimums an Feuchtigkeit bedürfen. Diese Eu-Sukkulenten zeichnen sich durch fleischige Blätter oder Sprosse, die viel Feuchtigkeit enthalten, aus. Durch den sogenannten diurnalen Säure-Rhythmus können sie über Nacht das für die Photosynthese notwendige CO_2 fixieren und über Tag bei geschlossenen Spaltöffnungen Photosynthese betreiben. Beispiele sind die für die Namib charakteristischen Arten von *Arthraerua* mit Sproßsukkulenz (Abb. 14) und *Zygophyllum* mit Blattsukkulenz (Abb. 15).

Die Frage, welche Arten der Namib echte „Nebelpflanzen" sind, d. h. ihren Wasserbedarf nur aus dem Tau und nicht mit Hilfe ihrer Wurzeln decken, ist nicht eindeutig zu beantworten. Niedere Pflanzen, wie Algen und Flechten sind in der Namib echte Nebelpflanzen. Obwohl bei den Höheren Pflanzen keine speziellen Organe zum Aufnehmen von Tauwasser nachgewiesen sind, sind doch viele Pflanzen indirekt vom Tau abhängig. Der kondensierte Nebel tropft einerseits von der Pflanze selbst oder vom Gestein herunter und befeuchtet die Erde und



Abb. 14: Eine immerblühende Charakterart der Namib ist die *Arthraerua leubnitziae.* Es ist eine sukkulente Pflanze, die das Wasser in 1–2 cm langen, wurstförmigen Internodien speichert



Abb. 15: Eine häufige Pflanze der Namib ist *Zygophyllum stapfii.* Ihre sukkulenten Blätter liegen geldrollenartig hintereinander. Die dichte Lage verhindert den Windzutritt und schützt zusätzlich vor Verdunstung

andererseits setzt der Nebel die Transpiration herab und schützt so die Pflanze vor dem Vertrocknen. Indirekt sind also viele Pflanzen der Namib, darunter auch die *Welwitschia mirabilis,* vom Nebel als Wasserquelle abhängig.

7. *Welwitschia,* Charakterpflanze und Rätsel der Namib

7.1 Entdeckung und Verbreitung

Der Österreicher FRIEDRICH MARTIN JOSEPH WELWITSCH (1806–1872) war der erste Botaniker, der die *Welwitschia* am 3. September 1856 entdeckte. Er war von der Eigentümlichkeit der Pflanze so ergriffen, daß er vor ihr in dem heißen Sand der Namib kniete und fürchtete, daß diese Pflanze nur ein Trugbild seiner Sinne sei. Der englische Botaniker Sir J. D. HOOKER (1817–1911), der ihr den Namen gab (*Welwitschia mirabilis,* HOOKER fil., Abb. 16), bezeichnete sie als die



Abb. 16: *Welwitschia mirabilis* wurde zeitweilig *Welwitschia Bainesii* genannt. Die Abbildung zeigt männliche und weibliche Blüten und Blütenstände und eine männliche Pflanze. Aus R. MARLOTH: The Flora of South Africa, Vol. **1**, Plate 21

häßlichste, aber auch die interessanteste Pflanze, die er je gesehen habe. In der Tat gibt die *Welwitschia* seit 130 Jahren den Botanikern immer neue Rätsel auf. Darunter sind die Fragen nach ihrer systematischen Zuordnung und nach ihrer Anpassungsstrategie an den extremen Standort nach wie vor nicht beantwortet.

Die *Welwitschia* ist charakteristisch für die Namib-Wüste. Sie ist dort endemisch, d. h. sie kommt sonst nirgendwo auf der Welt vor. Vom Nicolan River in Südangola erstreckt sich der schmale Streifen des Verbreitungsgebietes, der 12 bis 100 km von der Küste landeinwärts reicht, bis zum Kuiseb-Rivier im Süden. Am bekanntesten ist die sogenannte *Welwitschia*-Fläche zwischen den Flüssen Khan und Swakop (Abb. 17). Man schätzt, daß hier bis zu 5000 Pflanzen stehen. Die Pflanzen stehen jedoch nicht dicht beieinander, sondern halten respektvoll voneinander Abstand. Man hat ausgemessen, daß einer Pflanze bis zu 180 m^2 Raum zur Verfügung stehen, was wohl dem ausgedehnten Wurzelsystem entspricht. Junge Pflanzen werden kaum im Bannkreis der alten Pflanzen gefunden. Ob dies darauf beruht, daß die ältere Pflanze einen keimungshemmenden Stoff ausscheidet, kann nur spekuliert werden.

7.2 Morphologie und Entwicklung

Welwitschia produziert während ihres langen Lebens nur 2 Blätter (Abb. 18). Diese wachsen von der Basis her und sterben am distalen Ende ab. Die lebende Zone beträgt nur bei guter Wasserversorgung mehr als einen Meter. In sehr trockenen Jahren kann das Blatt bis zur Basis absterben. Blattober- und -unterseite sowie der teilungsfähige, meristematische Teil des Sprosses, dem die Blätter entspringen, haben Spaltöffnungen und können Photosynthese betreiben. Das Wachstum der Blätter ist sehr langsam. Man rechnet maximal mit 1–2 cm pro Jahr. Die Blätter nehmen eine typische wellenförmige Gestalt an, die dazu führt, sie mit aufgeschnittenen Autoreifen zu vergleichen. Das Blatt wächst aber nicht nur in die Länge, sondern mit der meristematischen Zone des Sprosses auch in die Breite. Dabei entstehen im Laufe der Jahrhunderte sehr bizarre Gebilde. Man kann die undulierende Blattbildungszone am besten an abgestorbenen Pflanzen erkennen (Abb. 19). Die Furche, in der früher die beiden Blätter ansetzten, zieht sich als Naht wie eine Achterbahn über den Sproß. An Pflanzen hohen Alters ist das Blatt der Länge nach aufgespalten, so daß der Eindruck entsteht, es wären viele parallele Blätter.

Der Sproß geht ohne Übergang in die Wurzel über. Beide bilden zusammen einen stumpfen Kegel, an dessen breitem, oberen Ende die Blätter entspringen. Einen Eindruck davon vermittelt eine Pflanze, deren oberen Teil von Sproß und Wurzel der Wind freigelegt hat (Abb. 20). Die Wurzel setzt sich pfahlartig in die Tiefe fort und besitzt zahlreiche Seitenwurzeln.

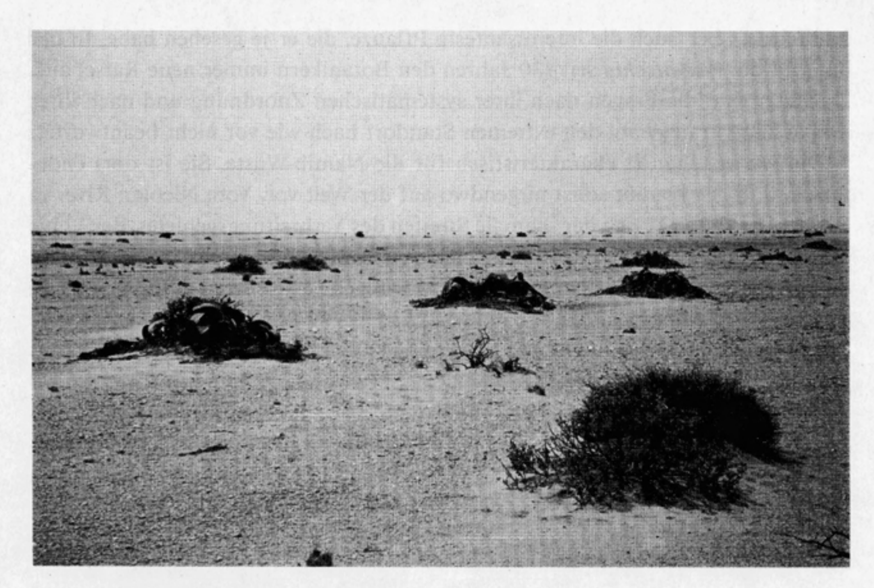


Abb. 17: Blick auf die „*Welwitschia*-Fläche" zwischen Swakop und Khan Rivier, über die die Pflanzen in respektvollem Abstand voneinander verteilt sind. Das Einzelareal wird auf durchschnittlich 180 m^2 geschätzt



Abb. 18: Junge (50–100 Jahre alte) *Welwitschia*-Pflanze. Die zwei Blätter sind von den Spitzen her abgestorben. Der assimilierende Abschnitt ist auf 50–30 cm reduziert

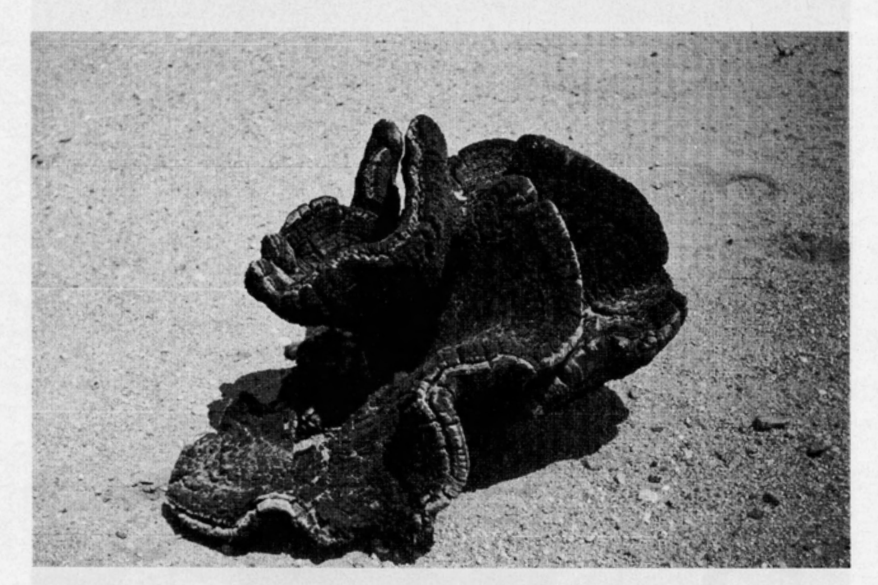


Abb. 19: Stamm einer abgestorbenen, mehrere hundert Jahre alten *Welwitschia*. Der frühere Blattansatz ist durch die undulierende hellumrandete Furche gut zu erkennen

Schon frühzeitig wurde erkannt, daß es männliche und weibliche Pflanzen gibt (Abb. 16). Bei den Blüten spricht man wegen ihrer Urtümlichkeit manchmal von (männlichen) Mikrosporophyllen und (weiblichen) Makrosporophyllen. Die Blütenstände, die sehr den Zapfen von Nadelbäumen ähneln, entspringen aus der gleichen meristematischen Gewebezone wie die Blätter an deren Innenseite (Abb. 21). Die Narben früherer Blütenstände reihen sich fast wie die Jahresringe von Bäumen hintereinander.

Die männlichen (Abb. 22) und weiblichen (Abb. 23) Pflanzen entwickeln eine große Anzahl von zapfenartigen Blütenständen. Wenn die alten Zapfen ihre Samen im Juni/Juli abgeworfen haben, sind in günstigen Jahren schon die neuen Blütenstände angelegt (Abb. 21). Man hat bei weiblichen Pflanzen bis zu 200 der zapfenartigen Blütenstände gezählt, die wiederum jeweils ca. 100 Samen produzieren. Die Samen sind mit ihrer Flughaut pfenniggroß (Abb. 24) und werden vom Wind verbreitet. Aber nur ungefähr jeder Tausendste der Samen ist keimfähig, da eine Mehlwanze (*Paracoccus mutabilis*), und eine weitere Wanze (*Probergrothius sexpunctatis)* (Abb. 25) einen Pilz (*Aspergillus niger)* übertragen, der den Samen die Keimfähigkeit nimmt.

Die keimfähigen Samen können nun Jahrzehnte warten, bis einer der seltenen Ruckregen kommt und ihnen die Chance eröffnet, nach dem Auskeimen auch überleben zu können. Für diese Anpassung hat die Pflanze ein ausgeklügeltes



Abb. 20: Jüngere *Welwitschia,* deren Stamm durch den Wind freigeblasen wurde. Man erkennt die rübenförmige Gestalt des Stammes, der sich ohne Übergang in der Wurzel fortsetzt. Im Stamm kann die Pflanze Wasser speichern. Die zwei Blätter sind durch Wind und Wetter der Länge nach aufgeschlitzt



Abb. 21: Blick auf die Wachstumszone einer weiblichen *Welwitschia.* Neben den alten Blütenständen sind bereits die Knospen für die nächsten Blütenstände angelegt. Die Narben älterer Blütenstände reihen sich wie Jahresringe hintereinander



Abb. 22: Männliche Pflanze von *Welwitschia mirabilis.* Die zahlreichen Blütenstände liegen z. T. schon abgebrochen neben der Pflanze

Abb. 23: Weibliche Pflanze von *Welwitschia mirabilis.* An den meisten, zapfenartigen Blütenständen sind die Samen noch nicht abgefallen. Nur im oberen Teil des Bildes sieht man 4 Spindeln, von denen die Samen bereits abgefallen sind



System entwickelt. Der Samen besitzt eine Substanz, die das Auskeimen verhindert. Nicht ein leichtes Befeuchten der Samen, sondern erst ein ausreichender Regenfall wäscht den Hemmstoff heraus und der Samen kann keimen. Auch im Labor können die Samen erst zum Keimen kommen, wenn man sie mehrere Stunden in Fließwasser wäscht. Der Same bildet eine lange Wurzel und 2 Keimblätter (Abb. 26), die später absterben und den 2 Laubblättern Platz machen.

7.3 Die systematische Stellung

Die systematische Zuordnung der *Welwitschia* hat den Botanikern von je her großes Kopfzerbrechen bereitet. Einige Merkmale sprechen dafür, sie zu den bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen), andere sie zu den nacktsamigen



Abb. 24: Die Samen von *Welwitschia* sind mit ihren Flughäuten ungefähr pfenniggroß. Eine Pflanze kann bis zu 20 000 Samen produzieren, von denen wegen des Pilzbefalls jedoch nur wenige keimfähig sind

Nadelhölzern (Gymnospermen) zu stellen. Die männliche „Blüte" ist denen der echten Blütenpflanzen sehr ähnlich (Abb. 16). Sie enthält 6 im unteren Teil verwachsene Staubblätter und eine Art Blütenhülle, die aus 2 deckblattartigen Strukturen besteht. Interessant ist auch, daß die männliche „Blüte" noch eine rudimentäre weibliche Blütenanlage besitzt. Das weibliche Fortpflanzungsorgan ist dem der Gymnospermen gleich und kann kaum als Blüte bezeichnet werden. Die nackte Samenanlage wird von einer Zapfenschuppe getragen, von denen sich bis zu 100 zu einem Zapfen zusammenfügen. Eine weitere Besonderheit der *Welwitschia* ist es, daß bei der Befruchtung nicht wie bei allen anderen Pflanzen die Spermazelle des Pollenschlauches in die Eizelle wandert, sondern daß die Eizelle in den Pollenschlauch eindringt und dort mit der Spermazelle verschmilzt.

Weitere Probleme wirft das Leitungssystem der *Welwitschia* auf. Einerseits weisen die Leitbündel in ihrem Holzteil (Xylem) als „Leitungsröhren" sogenannte Tracheen auf, die typisch nur bei Angiospermen sind, andererseits weist das Phloem, das den Transport von Nährstoffen übernimmt, mit seinen Siebzellen alle Charakteristika der Gymnospermen auf.

Obwohl man *Welwitschia* mehr zu den Gymnospermen stellt, weist sie eine weitere Eigenschaft auf, die sonst für Angiospermen typisch ist. Keimende Samen der Gymnospermen sind in der Lage, schon im Dunkeln den grünen Blatt-



Abb. 25: Kopulierende Blattwanzen (*Probergrothius sexpunctatis),* die die Samen von *Welwitschia* anstechen und dabei einen Pilz (*Aspergillus niger)* übertragen, wodurch die Samen steril werden

farbstoff Chlorophyll zu bilden. Bei den Angiospermen zeigt es sich jedoch, daß zur Bildung von Chlorophyll immer Licht erforderlich ist. Eine eingehende Laboruntersuchung ergab, daß *Welwitschia*-Keimlinge wie alle Angiospermen Licht zur Chlorophyllbildung benötigen (SENGER & BORNMANN, 1976).

Die Tatsache, daß es keine bekannten fossilen Vorläufer der *Welwitschia* und keine echten Verwandten gibt, erschwert ihre systematische Zuordnung zusätzlich. Daß man die ebenfalls schlecht einzuordnenden Arten *Gnetum* und *Ephedra* mit *Welwitschia* zu den „Gnetales" zusammenfaßt, ist nur eine Notlösung. Man muß die *Welwitschia* als eine hochentwickelte Gymnosperme ansehen, die sich im Laufe der Jahrmillionen in einer ökologischen Nische in Richtung der Angiospermen entwickelt hat.

7.4 Ökologische Anpassung

Welwitschia kommt wahrscheinlich seit Jahrmillionen in der Namib und nur dort vor. Sie überlebt an diesem Standort alle anderen Pflanzen. Diese Tatsachen haben die Forscher seit der Entdeckung der *Welwitschia* veranlaßt, anzunehmen, daß sie über eine spezielle ökologische Anpassung verfüge.

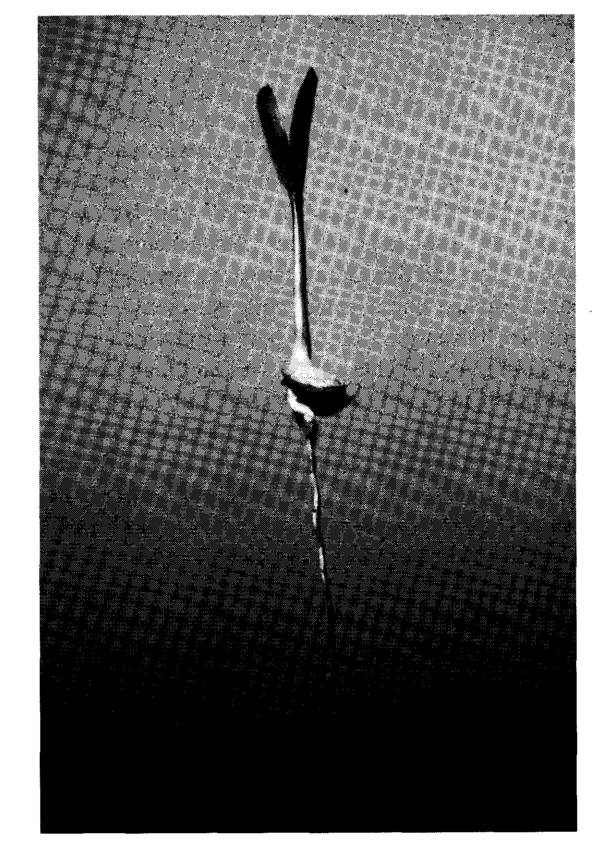


Abb. 26: Junge (8 Tage alte), im Labor angezogene Keimpflanze von *Welwitschia mirabilis*. Die beiden Keimblätter (1,5 cm lang) werden später absterben und den beiden Laubblättern Platz machen

Die ursprüngliche Annahme, daß die Pflanze den Tau direkt aufnehmen könne (vgl. BORNMANN, 1978), trifft wohl nicht zu. Sicher ist aber, daß der Nebel sich als Tautropfen auf den ledrigen, unbenetzbaren Blättern niederschlägt und bei der Pflanze auf den Boden tropft. Außerdem dürfte auch bei *Welwitschia* der Nebel die Transpiration herabsetzen. Ihren Wasserbedarf muß die Pflanze jedoch durch ihr weitverzweigtes Wurzelsystem decken. Die Wurzeln gehen nicht (wie früher ebenfalls vermutet) bis ins Grundwasser, sondern breiten sich horizontal im Bereich der Grundfeuchtigkeit über ca. 180 m^2 aus. Transpirationsmessungen (WILLERT et al., 1982) ergaben, daß eine *Welwitschia* im Jahr so viel Wasser verdunstet, wie es einer Niederschlagsmenge von 2 mm bei einem Wurzeleinzugsgebiet von 180 m^2 entspricht.

In ihrem umgekehrt rübenförmigen Stamm (Abb. 20) kann die *Welwitschia* Wasser speichern. Durch die starke Verholzung des Stammes ist sie nicht nur vor dem Austrocknen geschützt, sondern kann auch mechanisch dem Ausblasen oder Verschütten durch Sandstürme widerstehen. Die beiden sehr harten, xero-

morphen Blätter können in extremen Dürrejahren fast ganz absterben. Sie regenerieren nicht, sondern müssen von der meristematischen Basis aus nachwachsen. In der grünen, meristematischen Zone des Stammes findet dann die Photosynthese statt. Grüne, lebende Blätter haben an Ober- und Unterseite Spaltöffnungen. Durch sie kann die Pflanze gezielt nach Sonneneinstrahlung und Luftfeuchtigkeit die Transpiration und den Gasaustausch an der Licht- und Schattenseite regeln. Die Spaltöffnungen sind trichterförmig eingesenkt, was zu der Spekulation verleitet, daß hier Tauwasser „aufgesogen" werden könnte. Es gibt jedoch mehr Argumente gegen, als für eine solche Wasseraufnahme.

Welwitschia läßt sich also nicht einem Anpassungstypus (vgl. Kapitel 6) zuordnen, sondern vereint in sich mehrere Anpassungskomponenten. Das weitverzweigte und ausdauernde Wurzelsystem mit der dicken Pfahlwurzel ist das der Geophyten. Der Stamm weist Sukkulenz auf. Die Blätter zeigen einerseits die Merkmale von Xerophyten, aber andererseits, wenn sie bis auf die Basis absterben, auch ein Merkmal der poikilohydren Pflanzen. Schließlich zeigen die im Überfluß produzierten Samen mit ihrem Auskeimungsschutz und ihrer langen Lebensdauer Merkmale, wie sie sonst für die Ephemeren typisch sind.

Erst die Kombination dieser verschiedenen Anpassungsmerkmale ermöglicht es der *Welwitschia,* unter den extremen Standortbedingungen der Namib zu überleben.

8. Zusammenfassung

Die Namib ist eine der drei bekanntesten Nebelwüsten der Erde. Ihre Niederschlagsarmut ist durch die Lage im Regenschatten des Kontinents und der Großen Randstufe Südwest-Afrikas bedingt. Starker Nebel, der sich zwei Drittel des Jahres über dem kalten Benguela-Strom bildet und in die Namib driftet, schlägt sich dort als Tau nieder. In trockenen Jahren gelangt durch den Tau mehr Feuchtigkeit in den Boden als durch Regen.

In der Namib kommt endemisch die *Welwitschia mirabilis* vor. Diese eigentümliche Pflanze bildet aus einem rübenförmigen Stamm zeitlebens nur 2 Blätter. Sie kann über 1000 Jahre alt werden. Aufgrund ihrer Anatomie und ihrer Fortpflanzungsorgane ordnet man sie zwischen den nacktsamigen Gymnospermen (Nadelhölzer) und den bedecktsamigen Angiospermen (Blütenpflanzen) ein. Zur ökologischen Anpassung an den extremen Standort vereinigt *Welwitschia* mehrere Anpassungsstrategien in sich. Die Wurzel zeigt Merkmale eines Geophyten, der Stamm ist sukkulent und die Blätter sind xeromorph. Die Samen weisen Eigenschaften ephemerer Pflanzen auf. Man hat die *Welwitschia* mit Recht das Paradoxon der Namib-Wüste genannt, weil sie in ihrem Erscheinungsbild und ihrer systematischen Stellung einmalig ist und zum Überleben an ihren Standort Anpassungsmerkmale in sich vereinigt wie keine andere Pflanze.

9. Schriftenverzeichnis

BORNMANN, CH.H., BOTHA, C. E. J. & NASH, L. J. (1973): *Welwitschia mirabilis:* Observations on movement of water and assimilates under föhn and fog conditions. – Madoqua Ser., **2** (2): 63–68.

BORNMANN, CH. H. (1978): *Welwitschia.* – 71 S.; C. Struik Publ., Cape Town, Johannesburg. S. A.

ELLER, B. M., WILLERT, D. J. VON, BRINKMANN, E. & BAASCH, R. (1983): Ecophysiological studies on *Welwitschia mirabilis* in the Namib desert. – S. Afr. J. Bot., **2:** 209–223.

KNETSCH, G. (1960): Über aride Verwitterung unter besonderer Brücksichtigung natürlicher und künstlicher Wände in Ägypten. Zeitschr. f. Geomorph. Suppl. Bd. **1,** Berlin-Nikolassee.

MARLOTH, R. (1913): The Flora of South Africa. William Wesley & Son, London.

MARTIN, H. (1984): Über die Herkunft der Diamanten an der Küste von S. W. A./Namibia und Namaqualand. – Mittlg. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg, **56:** 31–44.

SENGER, H. (1985): Die Namib, eine Nebelwüste als Heimat der *Welwitschia mirabilis.* Natur und Museum, **115** (11), Frankfurt.

SENGER, H. & BORNMANN, CH. H. (1976): *Welwitschia mirabilis:* Formation and distribution of chlorophylls. Z. Pflanzenphysiol., **80:** 261–270.

WILLERT, D. J. VON, ELLER, B. M., BRINCKMANN, E. & BAASCH, R. (1982): CO_2 gas exchange and transpiration of *Welwitschia mirabilis* HOOK. fil. in the central Namib desert. – Oecologia, **55:** 21–29.

WALTER, H., & BRECKLE, S.-W. (1984): Die Namib-Nebelwüste im südwestlichen Afrika. – In: Ökologie der Erde, **2:** 266–306; UTB Große Reihe, G. Fischer, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. HORST SENGER, Fachbereich Biologie – Botanik – der Philipps-Universität Marburg, Lahnberge, D-3550 Marburg/Lahn

Manuskript eingegangen am: 7. 11. 1989